

Tartu Ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Botaanika õppetool

Geron Perens

**TUMEDA ELURIKKUSE LEIDMISE MEETODID:
TUGEVUSED JA NÕRKUSED**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: MSc Argo Ronk

Tartu 2015

Sisukord

Sisukord.....	2
Sissejuhatus	3
1. Liigifondi teooria	5
2. Tume elurikkus	8
2.1. Olemus.....	8
2.2. Tähtsus ja kasutamine.....	12
3. Meetodid	14
3.1. Eksperimentaalne.....	15
3.2. Eksperdi arvamus	17
3.3. Keskkonna järgi modelleerimine	18
3.4. Liikide koosinemine	20
4. Meetodite võrdlus ja arutelu	23
Kokkuvõte	26
Summary	27
Tänuavaldused.....	29
Kasutatud kirjanduse loetelu	30

Sissejuhatus

Ökoloogia ja biogeograafia üheks keskseks teemaks on olnud liigirikkuse mustrite mõistmine (Barthlott *et al.* 2007). Globaalses skaalas on leitud, et liigirikkus kasvab poolustelt ekvaatori suunas, kuid üheselt pole selge, miks see nii on (Hillebrand 2004). Viimaste aastakümnete jooksul on välja pakutud mitmeid hüpoteese, et seletada liigirikkuse mustreid (Eriksson 1993, Barthlott *et al.* 2007). Hawkins *et al.* (2003) leidis, et suurel skaalal on põhilisteks liigirikkuse mõjutajateks temperatuur ja sademed. Väiksemas skaalas muutuvad enam oluliseks biootilised interaktsioonid ja mulla omadused (Harrison *et al.* 2008). Samuti võib inimõju olla koosluste kujunemisel oluline läbi häiringute, maakasutuse või võõrliikide leviku tõttu (Butchart *et al.* 2010).

Üheks võimaluseks uurida liigirikkuse mustreid on kasutada liigifondi teooriat. Liigifondiks nimetatakse liikide kogumit, mis kooslusesse kuuluvad ja liigid mis võiksid sinna potentsiaalselt levida ja sealsetes ökoloogilistes tingimustes elada (Pärtel *et al.* 1996, Zobel 1997, Zobel *et al.* 1998, Pärtel *et al.* 2011). Teoreetiliselt võiks kõik maailma liigid kuuluda mõne koosluse või piirkonna liigifondi, kuid kõigist maailma liikidest, saavad liigifondi osaks ainult need liigid, mis suudavad läbida levimis- ja ökoloogilise filtri (Zobel 1997). Seda, millised liigid reaalselt koosluse moodustavad, määravad nende liikide levimisvõime, kohalikud keskkonnatingimused ja biootilised interaktsioonid (Vellend 2010, Pärtel *et al.* 2011). Koosluseks nimetatakse organismide assotsiatsiooni, mille liikmed elavad kindlas elupaigas ja kus toimub nende omavaheline interaktsioon (Lomolino *et al.* 2010). On leitud, et mida suurem on liigifond, seda suurem on ka kohalik liigirikkus mingil konkreetsel alal (Eriksson 1993, Pärtel *et al.* 1996).

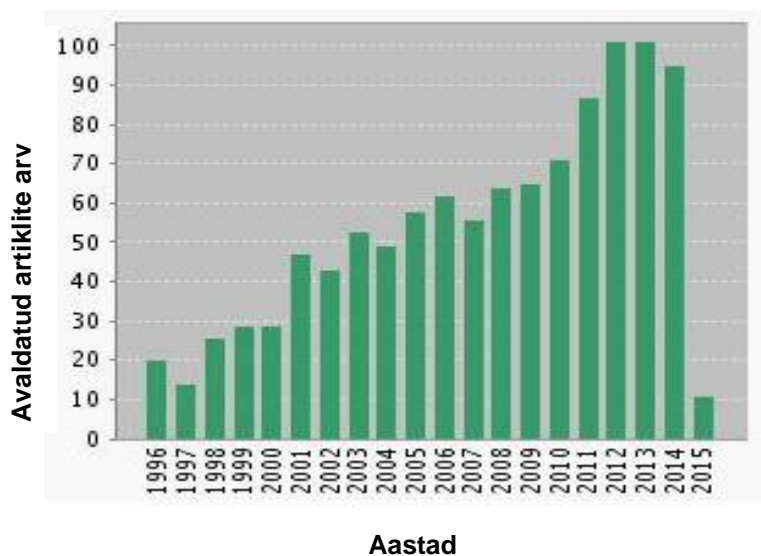
Tänapäevani on peamiseks elurikkuse hindamise vahendiks olnud vaadeldud liikide hulk. Selleks, et saada täielikumat ülevaadet koosluse seisundist ja struktuurist, tuleks hinnata lisaks ka tumeda elurikkuse (liigifondi puuduv osa) osakaalu koosluses. Tumeda elurikkuse moodustavad liigifondi kuuluvad liigid, mis mingil ajahetkel on kooslusest puudu, kuid on sinna ökoloogiliselt sobivad (Pärtel *et al.* 2011). Tumedat elurikkust saame hinnata, kui lahutame liigifondi liikidest need liigid, mis on koosluses juba olemas, seega tumeda elurikkuse leidmine on seotud täpse liigifondi määramisega (Pärtel *et al.* 2011).

Käesoleva uurimustöö eesmärgiks on anda kirjanduse põhjal ülevaade liigifondi teooriast ning tumeda elurikkuse osast selle teooria käsitluses. Täpsemalt võrdlen erinevaid meetodeid tumeda elurikkuse leidmiseks, et hinnata nende meetodite tugevusi ja nõrkusi.

1. Liigifondi teooria

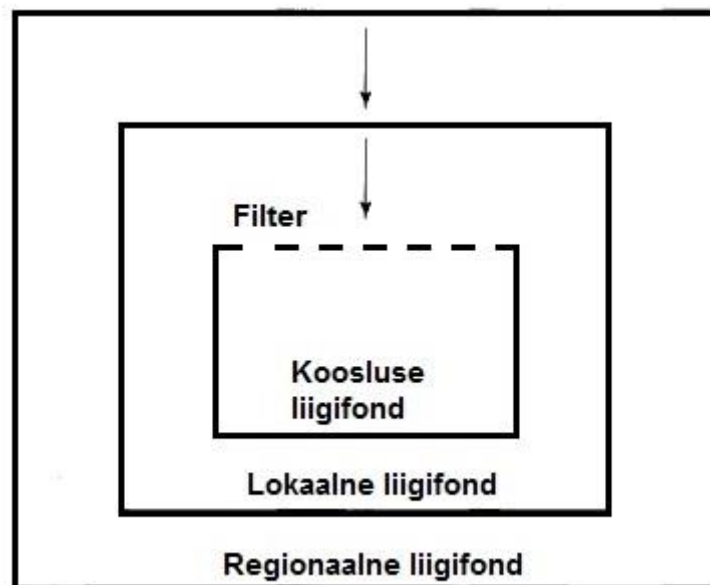
Klassikaliselt nimetatakse liigifondiks liikide kogumit, mis kooslusesse kuuluvad ja liigid mis võiksid sinna potentsiaalselt levida ja sealsetes ökoloogilistes tingimustes elada (Eriksson 1993, Pärtel *et al.* 1996, Zobel *et al.* 1998). Liigifondi teooria eelkäijateks peetakse Hodgson (1987) ja Taylor *et al.* (1990) töid, kus leiti, et mida suuremat pindala elukohatüüp katab ja mida levinum see on, seda suurem on ka selle elurikkus. Eeldatakse, et selle põhjuseks on asjaolu, et suurema pindalaga ja geoloogiliselt vanemal elupaigal on olnud rohkem võimalusi liigitekkeks ja seega on rohkem liike kohastunud seal elamiseks (Zobel 1992). Enne liigifondi teooria loomist arvati, et liikidevaheline konkurents on peamiseks jõuks, mis määrab koosluste tekkimise ja koosseisu (Pärtel *et al.* 1996).

Viimaste aastakümnete jooksul on liigifondi teooria saavutanud kindla koha ökoloogias ja biogeograafias. "Web of Science" (3. märtsi seisuga 2015) järgi on avaldatud kokku 1120 teadusartiklit, milles kasutatakse mõistet liigifond (*species pool*) (Joonis 1).



Joonis 1. Liigifondi mainivate avaldatud teadusartiklite arv aastate vahemikus 1996-2015 (ISI Web of Knowledge).

Liigifondi teooria sees eristatakse kolme erinevat tüüpi liigifonde; regionaalne, lokaalne ja koosluse liigifond (Joonis 2, Zobel *et al.* 1998).



Joonis 2. Liigifondide jagamine regionaalseks, lokaalseks ja koosluse liigifondiks (Zobel 1997 järgi).

Regionaalne liigifond koondab endas liikide hulka, mis esinevad meid huvitavas koosluses, ehk vaadeldud liigirikkus, kui ka liike seda ümbritsevast regioonist (Zobel *et al.* 1998). Kogu maailma liikidest eristuvad regionaalseks liigifondiks vaid need liigid, mis teoreetiliselt suudaksid meid huvitavasse kooslusesse levida ning seal ka püsima jääda (Zobel *et al.* 1998). Regiooniks võiks lugeda küllaltki suurt maa-ala, millel on sarnane kliima ja geomorfoloogia (Pärtel *et al.* 1996, Zobel *et al.* 1998). Näiteks Eesti rabade koosluste regionaalsesse liigifondi võib lugeda Euroopa, Lääne-Aasia rabade ja sarnaste kasvukohtade liike, mis suudaksid siia levida ja siinsetes tingimustes ka püsima jääda (Zobel 1992). Regionaalse liigifondi suurus on enamasti määratud protsessidest nagu liigiteke ja suureskaalaline levimine (Pärtel *et al.* 1996).

Lokaalne liigifond erineb regionaalsest liigifondist põhiliselt geograafilise ulatuse poolest. Lokaalse liigifondi moodustavad liigid, mis juba on koosluses olemas või paiknevad sarnaste kasvukohtadega aladel. Erinevus regionaalsest liigifondist on, et sobivad liigid peaksid suutma levida kooslusesse mõne aastaga (Zobel *et al.* 1998). Näiteks mingi konkreetse Eestis paikneva raba lokaalsesse liigifondi kuuluvad kõikide Eesti rabade liigid ja ka sarnaste kasvukohtade liigid, mis on võimelised sinna levima ja seal kasvama. Lokaalse liigifondi suurus sõltub põhiliselt liikide levikust, mis on mõjutatud näiteks geograafilistest barjääridest, suktsessioonist ja ka põllumajanduslikust maakasutusest (Pärtel *et al.* 1996).

Kõige väiksemaks jaotuseks on koosluse liigifond, kus seostatakse omavahel mingi kindel prooviruut ja seda ruutu ümbritsev kooslus. Koosluse liigifondi moodustavad nii prooviruudul kasvavad liigid, kui ka potentsiaalsed liigid seda prooviruutu ümbritsevast kooslusest (Pärtel *et al.* 1996, Pärtel *et al.* 2011). Potentsiaalsed liigid peavad juba olema olema meie uuritavas koosluses ja kindlasti ka lokaalses liigifondis. Erinevus lokaalsest liigifondist on põhiliselt geograafiline ehk koosluse liigifondi hulka loeme potentsiaalsed liigid ainult uuritava koosluse seest (Zobel *et al.* 1998). Näiteks mingis konkreetsetes Eesti rabakoosluses paikneva piiratud pindalaga prooviruudu liigifondi moodustavad liigid selle sama raba piires.

Kui liigifondi käsitus oli algselt kui hüpotees, et kuidas kohalik liigirikkus võiks moodustuda läbi erinevate liigifondide (Erikson 1993), siis Pärtel *et al.* (1996) oli üks esimesi töid mis näitas, et esineb statistiliselt oluline korrelatsioon koosluse liigifondi ja regionaalse liigifondi vahel. Veel olulisem oli, et nad näitasid, et mida suurem on koosluse liigifond, seda suurem on ka liigirikkus väikesel proovialal selle koosluse sees, näidates, et kohalik liigirikkus sõltub otseselt või vähemalt mingil määral koosluse liigifondi suurusest.

Vahel on liigifondi all mõistetud ka kõiki liike, mis on olemas uuritava koosluse ümbritsevas maastikus (Ronk *et al.* 2015). Tähtis on aga vahet teha, et liigifondi saavad kuuluda ainult need liigid, mis antud kooslusesse suudavad potentsiaalselt levida ja vastu pidada sealsetes keskkonnatingimustes ehk moodustades tumeda elurikkuse (Pärtel *et al.* 2011, Ronk *et al.* 2015).

2. Tume elurikkus

2.1. Olemus

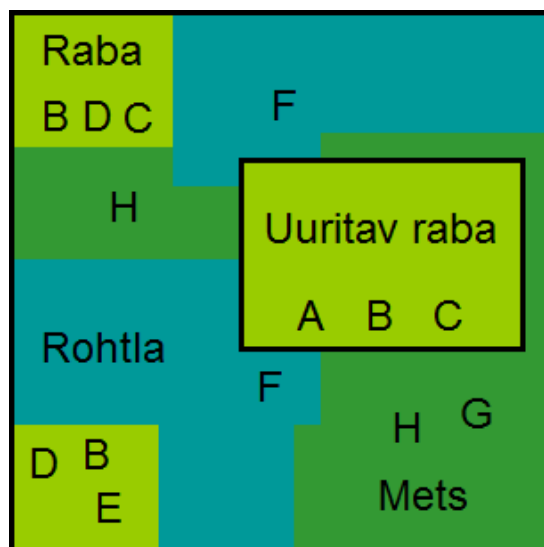
Pärtel *et al.* (2011) oli esimene töö, mis uuris liigifondi teooria raames just sobivaid, kuid puuduolevaid liike ja nimetas neid tumedaks elurikkuseks. Tumeda elurikkuse moodustavad liigifondi kuuluvad liigid, mis mingil ajahetkel on kooslusest puudu, kuid on sinna ökoloogiliselt sobivad (Pärtel *et al.* 2011, Pärtel *et al.* 2013, Ronk *et al.* 2015). Tumeda elurikkuse teadmine on vajalik, kuna liikide puudumine või kadumine kooslusest võib olla sama suure tähtsusega, kui nende olemasolu või uute liikide lisandumine sinna. Kui vaatleme liigifondi väiksemas skaalas, siis enamasti on suurem osa liigifondi liikidest puudu ehk tumeda elurikkuse osakaal on suurem, kui vaadeldud liikide oma (Pärtel 2012, Riibak *et al.* 2015). Vastupidiselt suuremal skaalal kipub tumeda elurikkuse osakaal olema väiksem, kui vaadeldud elurikkusel (Ronk *et al.* 2015).

Selleks, et regionaalsesse või lokaalsesse liigifondi kuuluv liik saaks osaks uuritavast kooslusest, tuleb liigil läbida levimis- ja ökoloogiline filter (Zobel *et al.* 1998, Pärtel *et al.* 2011, Ronk *et al.* 2015). Levimisfilter kujutab endast liikide võimet levida antud kooslusesse (Zobel 1998, Pärtel *et al.* 2011). Kui kooslus pole ümbritsetud sobivatest maastikest ja kasvukohtadest ning asub näiteks geograafilises isolatsioonis, siis on liikidel sinna levimine vähetõenäolisem (Zobel 1998). Samuti liikide seemnete või eoste levimiskaugus ja –kiirus on erinev nagu ka nende idanemise tõenäosus uues koosluses (Zobel 1998, Tamme *et al.* 2014). Selleks, et tumeda elurikkuse määramisel levimisfiltrit arvesse võtta, on võimalik kasutada erinevaid meetodeid. Lihtsaim neist on määrata meie uuritavale kooslusele liigi potentsiaalsest levimisvõimest lähtuv raadius ja seeläbi hinnata, kas meie uuritav liik jääb selle raadiuse sisse või mitte (Graves & Gotelli 1983). Samuti on võimalik määrata liikide levikut hinnates mingi liigi kasvutüüpi ning erinevaid seemnete levimadusi ja selle kaudu välja arvutada, kas see liik suudaks regioonest meie uuritavasse kooslusesse levida (Tamme *et al.* 2014).

Ökoloogiline filter koosneb omakorda peamiselt suures skaalas kohalikest keskkonna tingimustest, kuid väiksemas skaalas muutuvad olulisteks samuti biotilised interaktsioonid (Harrison *et al.* 2008, Zobel *et al.* 1998). Kohalikeks keskkonnatingimusteks on abiotilised tegureid nagu sademed, temperatuur, valgus, mulla pH ja keemiline koostis. Nendest

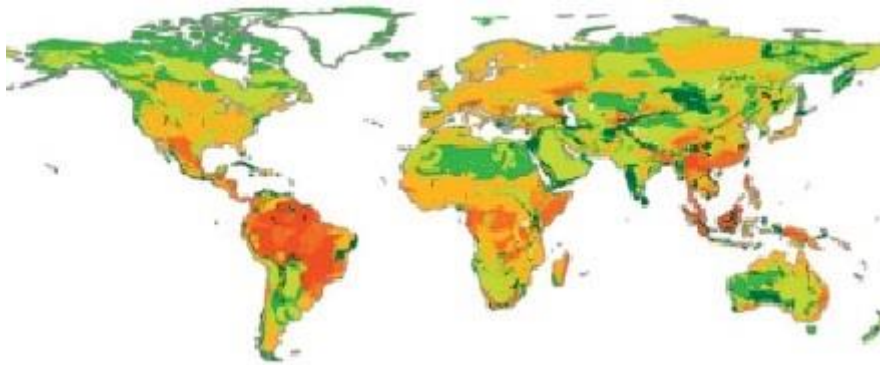
faktoritest või nende koosmõjust on tingitud, kas antud kasvukoht on liigile sobilik või mitte (Zobel *et al.* 1998). Põhiliseks biotiliseks mõjuteguriks peetakse tihti liikidevahelist konkurentsi ressursside pärast (Pärtel *et al.* 1996). Zobel (1992) väitis, et kui väikses skaalas keskkonnatingimused on sobivad, kuid liik siiski ei kasva seal, kus me seda ootame, siis on tõenäoliselt põhjuseks konkurents teiste liikidega. Siiski ei piirdu biotilised interaktsioonid vaid konkurentsi. Mullamikroobid, mutualism tolmeldavate putukatega ja herbivooride arvukus võivad kõik olla olulisteks faktoriteks liigilise koosseisu kujunemisel koosluses (Pärtel *et al.* 2013).

Tumedat elurikkust on võimalik hinnata kui liigifondist lahutame vaadeldud liigirikkuse suuruse (Pärtel *et al.* 2011). Selle illustreerimiseks on joonisel kolm värvidega piiritletud erinevad elukohatüübid (raba, mets ja rohtla) ja erinevad tähed (A, B, C jne.) tähistavad erinevaid liike. Meie uuritavas rabakoosluses on olemas liigid A, B ja C, aga samas lokaalsesse liigifondi kuuluvad veel liigid D ja E, mis ei ole meid huvitavas rabasse veel levinud, kuid võiksid potentsiaalselt seda teha ja sealsetes ökoloogilistes tingimustes elada, ehk liigid D ja E moodustavad meie uuritava raba tumeda elurikkuse. Samuti on ümbruskonnas ka liigid F, G ja H, mis potentsiaalselt võiks küll levida uuritavas rabasse, aga suure tõenäosusega ei kuulu uuritava rabakoosluse lokaalsesse liigifondi, sest nende ökoloogiliste kasvutingimuste eelistused on erinevad. Näiteks liik F eelistab ainult rohtlates elada ja liigid H ja G ainult metsades (Pärtel *et al.* 2011).



Joonis 3. Erinevate elukohatüüpide liigiline koosseis (Pärtel *et al.* 2011 järgi).

Tume elurikkus võib olla erinevate koosluste või regioonide lõikes väga erinev. Näiteks globaalses skaalas on leitud, et nii troopikas, kui ka parasvöötmes (eriti Euroopas) on tumeda elurikkuse osakaal küllaltki suur, võrreldes lähistroopiliste aladega (Joonis 4, Pärtel *et al.* 2011). Samas Euroopa skaalas on leitud, et tume elurikkus on suurem just Kesk- ja Lõuna-Euroopas võrreldes näiteks Põhja Euroopaga (Ronk *et al.* 2015). Joonisel neli tähistab roheline väiksemat ja punane suuremat tumeda elurikkuse suurust.



Joonis 4. Tume elurikkus globaalses skaalas. Punane värvus näitab kõrget ja roheline madalat tumeda elurikkuse suurust.

Tegureid, mis võivad mõjutada tumedat elurikkust, on mitmeid. Levinumateks on levimispiirangud, biotilised interaktsioonid ja juhuslikud põhjused (Pärtel *et al.* 2013, Riibak *et al.* 2015). Samuti võib teguriks olla koosluse geoloogiline vanus (Pärtel *et al.* 2013). Näiteks ei ole Euroopas pärast viimast jääaega kooslused veel saavutanud oma maksimaalset liigirikkust, kuna taimede levik on küllaltki aeglane protsess (Normand *et al.* 2011). Seega võiks geoloogiliselt vanemad kooslused olla üldiselt väiksema tumeda elurikkuse osakaaluga (Pärtel *et al.* 2013). Tumeda elurikkuse osakaalu võib mõjutada ka inimtegevus. Teoreetiliselt võiks inimtegevuse mõju tumeda elurikkuse suurusel olla nii suurendav kui ka kahandav. Kahandava mõju näitena võib tuua Eesti puisniidud, kus suur liigirikkus ja seeläbi väike tume elurikkus on tingitud just mõõdukast inimtegevusest (Zobel *et al.* 1998). Tumedat elurikkust suurendav mõju esineb läbi maakasutuse, näiteks rajatakse uusi põllumaid või võõrliikide leviku tõttu, mis võivad olla ohuks kohalikele natiivsetele liikidele (Butchart *et al.* 2010). Tumeda elurikkuse sõltuvus inimtegevusest näitab, et mõlemad inimtegevuse äärmused on liigirikkusele pigem negatiivsed, tõstes seega tumeda elurikkuse suurust (Pärtel *et al.* 2013).

Samuti juhuslikud sündmused, nagu metsatulekahjud või üleujutused võivad tumeda elurikkuse osakaalu koosluses järsult tõsta (Pärtel *et al.* 2013).

Samuti moodustavad osa liigifondist nn. varjatud liigid, mida pole vaatlusega võimalik tuvastada, aga mis koosluses juba olemas on (Pärtel 2014). Selle näiteks võib olla mulla seemnepank, liigid mis mullas on juba olemas, aga pole jõudnud veel idaneda, kuna ei ole olnud näiteks soodsaid idanemistingimusi (Pärtel 2014). Seetõttu ei saa selliseid liike alati väliste vaatlustega ka kindlaks määrata ning pole alati selge, kas ökoloogiliselt sobiv liik on tõesti kooslusest puudu või on jäänud lihtsalt loendamata.

2.2. Tähtsus ja kasutamine

Isegi kui tume elurikkus on pigem hinnanguline suurus, sõltudes täpsest liigifondi määramisest, on sellel nii looduskaitstes kui ka ökoloogias laialdasi rakendusi (Pärtel *et al.* 2011). Tumeda elurikkuse abil on võimalik hinnata koosluse täielikkust. Koosluse täielikkus näitab, kui palju koosluse potentsiaalsest liigirikkusest on realiseerunud (Pärtel *et al.* 2013). Koosluse täielikkust on võimalik leida, võttes naturaalogaritmi vaadeldud liigirikkuse ja tumeda elurikkuse suhtest (Pärtel *et al.* 2013):

$$\ln(\text{vaadeldud liikide arv/tume elurikkus})$$

Koosluse täielikkuse indeksi eeliseks traditsioonilise liigirikkuse ees on see, et antud indeks võtab arvesse ka liigifondi suuruse, ehk me vaatame kohalikku liigirikkust suhtelises skaalas, tehes seeläbi kooslused omavahel enam võrreldavaks (Pärtel *et al.* 2013). Näiteks pole suurt mõtet võrrelda raba ja puisniidu liigirikkust absoluutarvudes, kuna puisniidu liigifond on kümnetes kordades suurem võrreldes rabaga. Samas suhtelises skaalas võivad puisniit ja raba olla võrdselt täielikud (Pärtel 2012). Koosluse täielikkus aitabki muuta erinevad kooslused, regioonid ja taksonoomilised rühmad omavahel võrreldavaks (Pärtel *et al.* 2013).

Puuduolevate liikide osakaal kooslusest on oluliseks infoks, sest aitab näiteks hinnata, kui suur osa potentsiaalsest liigirikkusest on realiseerunud (Pärtel *et al.* 2013). Kaks põhilist suunda tänapäeva looduskaitstes on põhimõtted, et igast elukohatüübist peaks kaitse alla võtma mingi osa või peaks kaitsma kõige suurema elurikkusega piirkondi (Lomolino *et al.* 2010, Pärtel 2012). Koosluse täielikkuse indeksiga oleks võimalik hinnata milliseid alasid võiks võtta kaitse alla, sest selle abil on võimalik kindlaks teha, millised kooslused või piirkonnad on enam täielikumad võrreldes ümbruskonnaga (Pärtel *et al.* 2013). Lisaks võimaldab koosluse täielikkuse indeks hinnata olemasolevate looduskaitsealade efektiivsust. Näiteks kui püütakse taastada mingi piirkonna liigirikkust. Kui liigid tulevad tumedast elurikkusest (juhul kui liigid on veel tumedas elurikkuses olemas) tagasi kooslusesse, siis kaitseala täidab oma eesmärgi, kui seda ei toimu, siis pole kaitseala piisavalt efektiivne ja tuleks näiteks kaitseplaani ümber töötada (Pärtel 2012). Koosluste taastamisel on oluline jälgida, et erinevad troofilised tasemed taastuks võrdsel määral. Kuna koosluse täielikkuse indeks muudab võrreldavaks erinevad taksonoomilised rühmad ühe ja sama koosluse raames,

siis annab see looduskaitstajatele tagasisidet sellest, milliste organismide rühmadel on taastumine olnud edukas ja millistega tuleb veel tööd teha (Pärtel *et al.* 2013).

Koosluse täielikkuse indeksit on võimalik kasutada ka võõrliikide invasioonide uurimisel (Pärtel 2014). Võõrliikide suur osakaal tumedas elurikkuses võib vihjata ohule, et kooslusesse või regiooni võib toimuda lähiajal tugev invasiooni surve. Näiteks on leitud, et täielikumad kooslused on resistentsemad võõrliikide invasioonile, kuna koosluses on vähem hõivamata nišše, mida võõrliigid saaksid hõivata (Akatov ja Akatova 2010).

Koosluse täielikust saab kasutada ka üldiselt ökoloogias. Uurides tumedat elurikkust Euroopa skaalas on leitud mitmeid seaduspärasusi. Näiteks Ronk *et al.* (2015) näitasid oma töös, et piirkonnad nagu näiteks mäestikud, on üldiselt täielikumad, kui neid ümbritsevad alad. Teiseks leiti, et koosluse täielikkus ei vähene ekvaatorilt pooluste suunas, nagu klassikaline liigirikkus, vaid on laiuskraadist sõltumatu. Riibak *et al.* (2015) tõestasid oma töös, et lubjarikaste puisniitude kooslustest puuduolevad liigid on üldiselt madalama stressitaluvusega ja levivad kehvemini, kui olemasolevad liigid kooslustes.

3. Meetodid

Tumeda elurikkuse hindamiseks on meil tarvis kindlaks määrata meid huvitava koosluse või regiooni liigifond. Peamised meetodid liigifondi määramiseks ja seeläbi tumeda elurikkuse leidmiseks on järgmised: eksperimentaalne katse, eksperdi arvamus, keskkonna järgi modelleerimine ning liikide koosesinemistest lähtuv (Pärtel *et al.* 2011, Pärtel *et al.* 2013, Ronk *et al.* 2015). Eksperimentaalse meetodi puhul külvatakse kooslusesse uuritavate taimede seemneid ning jälgitakse, kas need idanevad ja hakkavad kasvama (Pärtel *et al.* 2013). Eksperdi arvamusel põhinev meetod võrdleb mõne autori poolt kirja pandud liikide indikaatorväärtusi, uuritava koosluse väärtustega ja üritab seeläbi hinnata, mis liigid seal kasvada võiks (Pärtel *et al.* 1996, Dupré 2000). Keskkonna järgi modelleerimise jaoks kasutatakse varem kogutud infot taimedele sobiliku kasvukeskkonna parameetrite kohta ja kasutatakse statistilisi analüüsimeetodeid, võrdlemaks neid uuritava koosluse parameetritega (Guisan & Thuiller 2005, Pearson *et al.* 2006, Elith & Leathwick 2009). Liikide koosesinemiste meetod tugineb lihtsustatult põhimõttel, et kui osad taimeliigid esinevad tihti koos ning kui üks neist on vaadeldavas koosluses olemas ja teine on puudu, siis võib eeldada, et teine liik on olemas tumedas elurikkuses ehk liigid indikeerivad üksteist (Beals 1984, Ewald 2002, Münzbergova & Herben 2004). Milline meetod oleks sobivam kasutada tumeda elurikkuse leidmiseks, võiks sõltuda peamiselt uurimisala ulatusest ja skaalast.

3.1. Eksperimentaalne

Esimesed teadaolevad teaduslikud katsed liikide eksperimentaalsest külvamisest looduslikesse kooslustesse pärinevad 20. sajandi Venemaa ökoloogide töödest (Ramenskii 1971, Rabotnov 1987, Pärtel *et al.* 2013). Viimastel aastakümnetel on sellised katsed küllaltki levinud ning nende peamiseks eesmärgiks on olnud uurida, kui tugevalt on taimedel uute kasvukohtade hõivamine piiratud seemnete idanemis- ja levivõimega (Eriksson & Ehrlén 1992, Turnbull *et al.* 2000, Ehrlén & Eriksson 2000). Nimetatud uuringud leidsid, et paljude liikide puhul on levikut piiravaks teguriks just ebapiisava koguse seemnete jõudmine uuritavasse kasvukohta. Samas nende katsete suurimaks puuduseks on see, et need võimaldavad uurida suhteliselt piiratud arvu liike korraga. Samuti Zobel *et al.* (2000) ja Myers & Harms (2009) näitasid, et enamus looduslikest kooslustest on liikidest küllastumata ning seemnete külvamine uuritavasse kooslusesse tõstab selle liigirikkust.

Otseselt tumeda elurikkuse leidmiseks pole eksperimentaalset meetodit veel kasutatud, kuid haakuvaid uuringuid on tehtud, kus eksperimendi käigus on proovitud leida kooslusest puuduolevaid liike, hõivamata nišše või määrata koosluse vastuvõtlikust invasioonidele. Näiteks Weiher & Keddy (1995) istutasid märgalade kooslustesse 20 taimeliiki, mida seal hetkel ei kasvanud ning jälgisid nende toimetulekut 5 aasta jooksul. Leiti, et 14 liiki, mille ökoloogilised nõudmised vastasid koosluse tingimustele, jäid püsima. Samas Burke & Grime (1996) külvasid lubjarikastele niitudele liikide seemneid, mis selles kasvukohas üldiselt ei kasvanud, et testida nende koosluste vastuvõtlikust võõrliikide invasioonile. Suur enamus võõrliikidest, ei suutnud sealsetes kooslustes ellu jääda, millest võib järeldada, et uuritud liigid ei kuulunud nende koosluste liigifondi. Tilman (1997) uuris parasvöötme puisrohtlates ökoloogiliselt sarnaste liikide invasioonivõimet. Külvates rohtlatesse liike, mis kuulusid uuritava koosluse liigifondi (kuid olid sealt hetkel puudu), olid tulemused positiivsed ja enamus lisatud liikidest jäid püsima. Nendest uuringutest võib järeldada, et eksperimentaalne meetod on võimeline eristama liike, mis võiksid kuuluda uuritava koosluse liigifondi.

Suurel skaalal ei oleks eksperimentaalset meetodit mõistlik kasutada, kuna nõuab suurt töö- ja ajaressurssi, kuid väiksema skaalaga tööde puhul, uurides näiteks ainult ühte kooslust, võiks sellel meetodil olla potentsiaali (Pärtel *et al.* 2013). Kahjuks ei saa eksperimentaalse meetodi puhul kindel olla, kas uuritav liik suudab läbida ka levimisfiltri, kuna seemned või istikud

istutatakse otse kooslusesse. Siiski on just see meetod kõige otsesemaks viisiks katsetada, kas liik on võimeline uuritavas koosluses kasvama (Myers & Harms 2009).

3.2. Eksperdi arvamus

Eksperdi arvamusel põhinev meetod üritab koosluste tumedat elurikkust määrata taimede ökoloogiliste eelistustele põhinevatel indikaatorväärtustel, mis on varasemalt mõne eksperdi poolt kindlaks määratud. Lisaks kirjandusele põhinevale meetodile, liigitub siia ka kohaliku ekspertarvamuse küsimine. Näiteks kohalik botaanik, kes toetudes oma aastatepikkusest kogemusest tunneb mingi regiooni kasvukohti ja nende liigilist koosseisu, võib anda oma arvamuse, mis liigid võiksid uuritavas koosluses veel kasvada, kuid on hetkel sealt puudu. Kaks põhilist tööd, mis eksperdi arvamuse meetodit on rakendanud, on Pärtel *et al.* (1996) ja Dupré (2000).

Pärtel *et al.* (1996) võtsid eksperdi arvamusena aluseks Ellenberg *et al.* (1991) koostatud raamatu, mis koondab endas Kesk-Euroopa taimeliikide eelistuste optimume erinevate keskkonna tingimuste suhtes nagu valgus, temperatuur, niiskus, mulla pH ja mineraalainete sisaldus. Võrreldes neid optimume 14 erineva Eestis esineva taimekoosluse keskkonna parameetritega, sai määrata nendele kooslustele liigifondi. Pärtel *et al.* (1996) panid paika kindla vahemiku koosluse keskmiste optimumväärtuse ümber ning kui liigi parameetrid jäid selle sisse, siis määrasid nad liigi liigifondi osaks. Dupré (2000) kasutas sarnast meetodit kahes erinevas Rootsi regioonis (Öland ja Uppland). Lisaks Ellenbergi väärtustele kasutas autor võrdluseks ka Oberdorfer (1994) poolt välja antud raamatut, mis liigitab Saksamaa taimeliigid sobiliku kasvukoha järgi ning kasutab koosluste kirjeldamiseks indikaatorliike. Neid kahte indikaatorväärtuste kogumit võrreldes, leidis Dupré (2000), et Oberdorferi koosluste süsteemil on parem võime ennustada liigifondi, kui Ellenbergi väärtustel. Peamiseks põhjuseks, miks Ellenbergi väärtused ei toiminud hästi, oli see, et need võtsid arvesse ainult parameetri optimumi ja mitte erinevate liikide ökoloogilist amplituudi. Näiteks kahel liigil võib olla niiskuse suhtes optimum sama, kuid vahemik, milles liigid kasvada suudaksid on erinev.

Eksperdi arvamusel põhinev liigifondi määramine on vähekasutatud meetod, sest selliseid indikaatorväärtused erinevatele liikidele on avaldatud peamiselt Euroopa taimeliikide kohta. Samuti on selle meetodi puuduseks keskkonna parameetrite gradiendist lähtuv lihtsustamine (optimumide kasutamine) ja ühe eksperdi arvamuse võimalik subjektiivsus (Ewald 2002). Siiski oleks võimalik seda meetodit rakendada juba suuremal skaalal kui eksperimentaalset.

3.3. Keskkonna järgi modelleerimine

Suuremate skaalade, näiteks terve Euroopa puhul on mõistlik tumedat elurikkust hinnata matemaatiliselt, sest uuritava regiooni sisse jääb palju erinevaid liike ja kooslusetüüpe. Liikide potentsiaalseid areaale on võimalik modelleerida hinnates statistiliste analüüsimeetoditega uuritava koosluse või regiooni keskkonna parameetreid (Guisan & Thuiller 2005). See meetod lähtub põhimõttest, et igal liigil on oma ökoloogiline nišš, mis koosneb erinevatest abiootilistest parameetritest ning on kirjeldatav keskkonna parameetrite vahemikuna, milles see liik kasvada suudab (Pearson *et al.* 2006). See meetod sarnaneb oma põhimõttelt eksperdi arvamuse meetodiga, aga erinevus seisneb selles, et taimede eelistusi keskkonnatingimuste osas ei võeta eksperdi käest, vaid määratakse empiiriliselt erinevate algandmete põhjal ja kasutakse statistilisi tööriistu leidmaks tõenäosus liigi võimalikust esinemisest.

Kuigi statistilisi viise selle meetodi rakendamiseks on palju, siis enamus neist lähtub sarnasest põhimõttest (Elith & Leathwick 2009). Vaadeldakse kasvukohtade abiootilisi tingimusi (nt. kliima ja mulla omadused), kus meid huvitav liik kasvab, ja võrreldakse neid uuritava koosluse või regiooni keskkonna tingimustega, kus liik on puudu. Juhul, kui esineb liigile sobilik keskkond ja võib eeldada, et liik meid huvitavasse regiooni või kooslusesse ka levida suudab, võib liiki pidada sobivaks puuduolevaks liigiks (Pearson *et al.* 2006, Elith & Leathwick 2009).

Taimede levikuandmed on üldiselt andmebaasides kahendsüsteemis (väärtusega 0 või 1) ehk siis liik kas esineb või mitte (Pärtel *et al.* 2011, Ronk *et al.* 2015). Vastavalt sellele, kui tugevalt mingi liigi eelistused keskkonna tingimuste suhtes kattuvad meie uuritava koosluse või regiooni tingimustega, annab meetod liigi esinemisele protsentuaalse tõenäosuse vahemikus 0%-100%, kus 0% tõenäosusega liik kindlasti ei tohiks koosluses või regioonis esineda ning 100% tõenäosusega liik kindlasti esineb (Pearson *et al.* 2006). Määrates sellele tõenäosusele kindla lävendi, saame muuta tõenäosuse protsendist taas kahendsüsteemi ja hinnata seeläbi tumedat elurikkust (liik kas on tumedas elurikkuses või mitte) (Pearson *et al.* 2006). Näiteks kui määrata lävendiks 75%, siis liigid mille tõenäosus on suurem või võrdne kui 75% saame lugeda tumeda elurikkuse osaks ning kui see jääb alla 75% siis mitte.

Selle meetodi rakendamisel on üheks oluliseks osaks valida välja „õiged“ parameetrid, mille alusel liikide potentsiaalseid areaale modelleerima hakatakse. Peamiseks eesmärgiks peaks olema valida need parameetrid, mis on liikide eluvõimele enam piiravamad ehk siis mõjutavad liikide kasvu kõige tugevamalt (Guisan & Thuiller 2005). Esiteks on valiku tegemine vajalik selleks, et vähendada uurimuse töömahtu, sest kõigi abiootiliste tegurite mõõtmise pole praktiline ega tihti teostatav (Münzbergova & Herben 2004). Teiseks tuleb parameetrite valikut kohandada lähtuvalt valitud töö eesmärgist ja eripäradest, näiteks skaala, kooslusetüübid ja andmete kättesaadavus (Elith *et al.* 2006). Seega kujunebki selle meetodi probleemiks õigete keskkonnaparameetrite ja statistiliste analüüsimeetodite valimine (Elith *et al.* 2006). Pearson *et al.* (2006) näitas, et kasutades erinevaid statistilisi analüüsimeetodeid modelleerimaks liikide potentsiaalseid areaale, on võimalik saada ka väga erinevaid tulemusi. Näiteks kui osad meetodid ennustasid, et liigi areaal peaks tulevikus kordades laienema, siis teine meetod ennustas, et peaks hoopis kahanema. Araújo & New (2007) pakkusid välja, et ühe lahendusena võiks olla erinevate analüüsimeetodite kombineerimine ja kooskasutamine. Teiseks kitsaskohaks võib pidada, et üldiselt ei võta olemasolevad modelleerimise meetodid arvesse liikidevahelisi interaktsioone, kuna modelleeritakse üks liik korraga, kasutades erinevaid keskkonnaparameetreid (Elith *et al.* 2006). Samas, eriti väikses skaalas, võivad biotilised interaktsioonid olla koosluse liigilise koosseisu kujunemisel äärmiselt olulised (Guisan & Thuiller 2005). Näiteks võivad kaks liiki küll keskkonnatingimuste järgi kooslusesse potentsiaalselt sobida, aga näiteks reaalselt looduses ei suuda need ühes koosluses konkurentsi tõttu koos kasvada (Guisan & Thuiller 2005).

Liikide levikumodelite koostamine, kasutades erinevaid keskkonnaparameetreid, on küllaltki laialdaselt levinud ja selles valdkonnas on kirjutatud suurel hulgal teadusartikleid (Thuiller *et al.* 2009). Käesoleva meetodi peamiseks rakenduseks on seni olnud liikide tulevaste potentsiaalsete areaalide ennustamine kliimamuutuste raames, mis on oluline nii looduskaitse planeerimiseks kui ka kliimamuutuste uurimiseks (Elith & Leathwick 2009). Seni pole seda meetodit otseselt tumeda elurikkuse leidmiseks kasutatud, kuid teoorias peaks olema võimalik selle abil liigifonde määrata (Pärtel *et al.* 2013). Võrreldes eelmiste meetoditega on keskkonna järgi modelleerimine kasutatav juba andmete olemasolul globaalses skaalas, aga selleks, et saada usaldusväärseid tulemusi on vaja põhjalikke algandmeid nii liikide esinemiste kui keskkonnatingimuste kohta (Guisan & Thuiller 2005).

3.4. Liikide koosesinemine

Teiseks matemaatiliseks meetodiks tumeda elurikkuse määramisel, on hinnata liikide koosesinemiste mustreid. Liigifondi statistiliseks hindamiseks on võimalik kasutada liikide koosesinemise indeksit ehk Bealsi indeksit (Beals 1984, Ewald 2002, Münzbergova & Herben 2004). Selle meetodi sisendiks on vaadeldud liikide esinemine või puudumine erinevates kooslustes, mille põhjal joonistuvad välja koosesinemiste mustrid liikide vahel, mis annavad meile teadmise, et mis liigid üldiselt üksteisega koos esinevad (Ronk *et al.* 2015).

Bealsi indeks pole samuti loodud spetsiaalselt tumeda elurikkuse leidmiseks, vaid seda on algselt kasutatud taimede levikuandmete töötlemiseks (Beals 1984). Liikide inventeerimisel looduses võivad osad liigid inimvea tõttu jääda märkamata ja osad liigid valesti määratud saada. Selliseid valeandmeid andmebaasides nimetatakse „ökoloogiliseks müraks“, mida aitabki leevendada Bealsi indeks (De Cáceres *et al.* 2008). Lihtsustatult, Bealsi indeks täidab statistikat kasutades nii öelda puuduvad lüngad, ehk puuduvad väärtused, asendades need tõenäosustega liigil esineda meid huvitavas koosluses (De Cáceres *et al.* 2008). Nüüdseks on avaldatud ka töid, kus Bealsi indeksit on kasutatud just liigifondi määramiseks (Ewald 2002, Riibak *et al.* 2015, Ronk *et al.* 2015) või liikidele sobivate elupaikade leidmiseks (Münzbergova & Herben 2004).

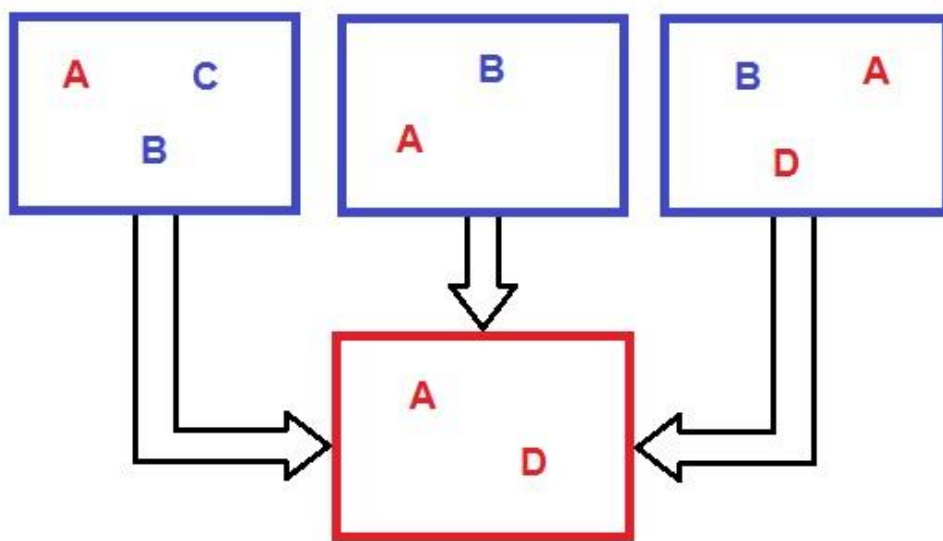
Bealsi indeks töötab põhimõttel, et erinevad liigid indikeerivad üksteist. Lihtsustatult tähendab see, et kui kaks liiki esinevad sageli koos ja meie uuritavas koosluses või regioonis on üks neist olemas ja teine puudu, siis on võimalik leida statistiline tõenäosus, et puuduolev liik võiks ka meie uuritava alal esineda (Ewald 2002, Ronk *et al.* 2015). Bealsi indeks on leitav valemiga (Beals 1984, Ewald 2002, Münzbergova & Herben 2004):

$$P_{ij} = (1/S_i) \sum_k N_{jk} I_{ik} / N_k$$

kus P_{ij} tähistab tõenäosust, et liik j esineb asukohas i . S_i on liikide koguarv asukohas i (välja arvatud liik j), N_{jk} on liikide j ja k koosesinemise juhtude arv, I_{ik} tähistab (väärtused 1 või 0) liigi k esinemist asukohas i . N_k on liigi k esinemiste arv.

Bealsi indeksi leidmist illustreerib joonis viis. Näiteks punane ruut tähistab uuritavat raba, mille tumedat elurikkust me soovime hinnata. Sinised ruudud tähistavad teisi rabakooslusi,

mille põhjal me tumedat elurikkust hindame. Tähed A, B, C ja D tähistavad erinevaid liike. Punases ruudus (uuritav raba) on vaadeldavad liigid A ja D. Sinistes ruutudes (teised rabakooslused) on esindatud nii liigid, mis on olemas meie uuritavas rabas, kui ka meie uuritavast rabakooslusest puuduvad liigid B ja C. Soovides leida liikide B ja C tõenäosust olla meie uuritava raba tumedas elurikkuses, tuleb jälgida nende koosesinemise sagedust teiste uuritavate liikidega. Liigil B on enam koosesinemisi liikidega A ja D kui liigil C, seetõttu võib järeldada, et liik B on suurema tõenäosusega uuritava raba tumedas elurikkuses, kui liik C.



Joonis 5. Teoreetiline näide Bealsi indeksiga liigifondi määramiseks.

Erinevalt näiteks keskkonna järgi modelleerimise meetodist, võtab Bealsi indeks mingil määral arvesse ka biootilisi interaktsioone, sest kui kaks liiki esinevad sageli koos, siis järelikult suudavad nad ka üksteist taluda. Seega kirjeldab liigiline koosseis kooslust paremini, kui ainult abiootilised tegurid, sest liigiline koosseis on erinevate keskkonnatingimuste koosmõju tagajärg (Münzbergova & Herben 2004). Bealsi indeks töötab eeldusel, et liigid mis esinevad pidevalt koos, vajavad ka sarnaseid keskkonnatingimusi (Ewald 2002, Münzbergova & Herben 2004, De Cáceres *et al.* 2008). Sarnaselt keskkonna modelleerimise meetodile muudetakse ka Bealsi meetodiga liigi esinemine protsentuaalseks tõenäosuseks ja määratakse sellele tõenäosusele lävend, millest alates saab liiki lugeda tumedasse elurikkusesse (Münzbergova & Herben 2004).

Üldiselt on koosinemise meetod kasutatav nii suuremas, kui ka väiksemas skaalas, aga silmas tuleb pidada, et nagu keskkonna järgi modelleerimine, vajab ka Bealsi indeks küllaltki põhjalikke algandmeid taimede esinemiste kohta (Ewald 2002). Selleks sobivad hästi nii taimeatlased, kui ka erinevad kohalikud andmebaasid, mis sisaldavad infot liikide esinemiste kohta piirkonnas (Ronk *et al.* 2015). Näiteks Eesti jaoks on olemas „Eesti taimede levikuatlas“ (Kukk 2005) või Euroopa puhul „Atlas florae Europea“ (Jalas & Suominen 1972–1994). Münzbergova & Herben (2004) näitasid, et alati pole oluline see, kas andmeid liikide koosinemiste kohta on kogutud otse katse käigus või on kasutatud andmebaasi sama piirkonna kohta. Pigem on oluline liikide ja leiukohtade arvukus kasutatavates andmetes, mis muudab saadud hinnangud enam usaldusväärsemaks. Senini on Ronk *et al.* (2015) edukalt kasutanud Bealsi indeksit määramaks tumeda elurikkuse suurust Euroopa skaalas. Samuti Riibak *et al.* (2015) kasutasid Bealsi indeksit tumeda elurikkuse leidmiseks, määrates tumeda elurikkuse suurust erinevatele Põhja-Euroopa loopealsetele kooslustele.

4. Meetodite võrdlus ja arutelu

Hetkel on tumeda elurikkuse leidmiseks olemas peamiselt neli erinevat meetodit (Tabel 1).

Tabel 1. Tumeda elurikkuse leidmise meetodite tugevused ja nõrkused.

	Tugevused	Nõrkused
Eksperimentaalne	<ul style="list-style-type: none">• Täpne• Lävendid puuduvad	<ul style="list-style-type: none">• Aeglased tulemused• Vähe liike korraga• Tulemuste juhuslikus
Eksperdi arvamus	<ul style="list-style-type: none">• Universaalne skaala• Lihtne metoodika valik	<ul style="list-style-type: none">• Indikaatorväärtused ainult Euroopa kohta• Võimalik subjektiivsus• Lävendipõhine
Keskkonna järgi modelleerimine	<ul style="list-style-type: none">• Olemas palju kliimaandmeid• Võimalik prognoosida tulevikku• Palju liike korraga• Universaalne skaala	<ul style="list-style-type: none">• Keeruline metoodika valik• Vajab palju algandmeid• Lävendipõhine
Liikide koosesinemine	<ul style="list-style-type: none">• Lihtne metoodika valik• Palju liike korraga• Universaalne skaala	<ul style="list-style-type: none">• Ei tööta haruldaste liikidega• Lävendipõhine• Vajab palju algandmeid

Üheks peamiseks teguriks, mida tuleb arvesse võtta meetodi valikul, on planeeritava töö skaala. Meetodid nagu eksperimentaalne ja eksperdi arvamus võiksid hästi sobida väiksema skaala puhul, kui uuritavaks on näiteks üks kooslus või kasvukoht (Weiher & Keddy 1995, Pärtel *et al.* 1996). Kahjuks võimaldab eksperimentaalne meetod korraga uurida vaid väikest hulka liike, sest aeg ja ressursid on piiratud. Eksperdi arvamust on võimalik kasutada ka suuremal skaalal, aga selle peamiseks piiravaks teguriks saab just vajalike andmete olemasolu (Ewald 2002). Kuna indikaatorväärtusi liikide keskkonna eelistuste suhtes pole väljaspool Euroopat kokku pandud, siis pole seda ka väljaspool Euroopat kasutatud (Ewald 2002). Keskkonna järgi modelleerimise ja liikide koosesinemise meetodid, mis mõlemad on matemaatilised ja sobivad paremini suurema skaalaga töödeks, sest võimaldavad küllaltki kiiresti töödelda suurt hulka andmeid (Ewald 2002, Guisan & Thuiller 2005, Ronk *et al.* 2015). Neid meetodeid saab kasutada ka väiksemas skaalas, kuid siis ei pruugi nende ennustustäpsus enam nii hea olla, kuna hinnangud tehakse väiksema andmemahu pealt. Väiksemas skaalas mõjutab liigilist koosseisu ka biotilised interaktsioonid nagu näiteks

konkurents, seega tuleb meetodi valikul silmas pidada, kas konkreetne meetod sellega ka arvestab. Üldiselt eksperimentaalne ja liikide koosesinemise meetodid võtavad mõlemad arvesse liikidevahelisi interaktsioone, seevastu eksperdi arvamus ja keskkonna järgi modelleerimine pigem mitte. (Münzbergova & Herben 2004).

Samuti tuleks arvesse võtta millised ajalised ja materiaalsed ressursid on ettevõetava uurimuse jaoks kasutada. Näiteks eksperimentaalse meetodi miinuseks on just selle ajakulu ning vajadus välitöödeks. Katset võib olla vajadus korrata mitu aastat, sest juhuslikud põhjused, nagu näiteks ebasobivad tingimused idanemisperioodi ajal, võivad mõjutada katse tulemusi (Münzbergova & Herben 2004). Seevastu on võimalik ülejäänud kolme meetodit rakendada ainult algandmete töötlusega. Algandmete enda olemasolu ja kättesaadavus võib seada olulised piirangud meetodi valikule (Ewald 2002). Kui koosesinemise meetodi kasutamiseks on meil tarvis ainult liikide levikuandmeid, siis näiteks keskkonna järgi modelleerimine nõuab ka andmeid uuritava regiooni kliima kohta (Elith & Leathwick 2009). Tänapäevaks pole globaalselt liikide leiuandmeid ühtlaselt kaardistatud ja see seab olulised piirangud paljude regionide uurimisele. Isegi Euroopa mastaabis on puudujäägid liikide levikuandmete kohta (umbes 20% on kaardistatud), eriti mis puudutab lõuna Euroopat (Araújo 2003).

Matemaatiliste meetodite, nagu eksperdi arvamus, keskkonna järgi modelleerimine ja liikide koosesinemine, üheks puuduseks on nende lävendipõhisus. Muutes lävendi suurust, muutub ka mingil määral tumeda elurikkuse suurus ja koosseis (Pärtel *et al.* 1996, Münzbergova & Herben 2004, Pearson *et al.* 2006). Lävendi täpset suurust on seetõttu keeruline paika panna. Samas Ronk *et al.* (2015) näitasid liikide koosesinemise meetodi puhul, et muutes lävendi väärtust muutus küll mingil määral tumeda elurikkuse suurus, kuid üleüldist jaotust (mustrit) see Euroopa skaalas ei muutnud. Eksperdi arvamuse meetodil kasutatakse lävendit ainult siis, kui lähtutakse indikaatorväärtustest. Küsides lihtsalt ekspertarvamust, pole lävendeid vaja kasutada. Eksperdi arvamuse meetodi puhul lisandub miinusena veel hinnangute subjektiivsus ja teatav lihtsustatus, kui kasutatakse ainult parameetrite optimumidel põhinevat eksperdi arvamust (Ewald 2002). Seevastu eksperimentaalne meetod on täpne ja objektiivne, kuna saame katse käigus leida, et kas mingi konkreetne liik suudab meie uuritavas koosluses idaneda ja ellu jääda.

Üheks eeliseks liikide koosesinemise meetodil on ühe konkreetse metoodika olemasolu. Olenemata teistest teguritest kasutatakse ühte ja kindlat Bealsi indeksi arvutamise valemit ja

paika on vaja panna ainult lävend (Münzbergova & Herben 2004, Ronk *et al.* 2015). Seevastu keskkonna modelleerimise meetodi puhul on erinevaid analüüsimeetodeid arvukalt ja kõige sobilikuma välja valimine pole lihtne (Pearson *et al.* 2006, Araújo & New 2007). Siiski nõuab liikide koosesinemine hästi väljakujunenud kooslusi, kus keskkonnatingimused ei oleks väga kiires muutumises, sest liigiline koosseis muutub aeglasemalt kui abiootiline keskkond ja seetõttu võib kannatada meetodi täpsus (Münzbergova & Herben 2004). Keskkonna modelleerimise meetod sobib ka kiiresti muutavas keskkonnas (juhul kui uued keskkonna andmed on olemas) ja võimaldab liigifondi prognoosida ka tulevikuks (Pearson *et al.* 2006, Araújo & New 2007). Liikide koosesinemise meetodi puhul on miinuseks ka selle puudulik võime ennustada haruldaste liikide esinemist, kuna neil lihtsalt on vähem koosesinemisi teiste liikidega (Ewald 2002, De Cáceres *et al.* 2008). Seevastu keskkonna järgi modelleerimine suudab ennustada ka haruldasemate liikide esinemist (Elith *et al.* 2006).

Üheks potentsiaalseks lahenduseks, kuidas erinevad meetodid võiksid tasandada teineteise puudusi, on nende koos kasutamine sama uurimuse raames (Araújo & New 2007). Araújo & New (2007) pakkusid välja, et erinevad analüüsimeetodid keskkonna modelleerimisel võiksid üksteist täiendada. Sarnast ideed oleks võimalik rakendada ka tumeda elurikkuse määramisel. Nii võivad tumedasse elurikkusesse lisanduda ka need liigid, mis jäid ühe meetodi puuduste tõttu sealt välja. Näiteks keskkonna modelleerimise abil lisada just haruldasemad liigid, mida liikide koosesinemine meetod ei suutnud leida. See suurendab küll töömahtu, kuid samas lisab hinnangule enam usaldusväärust.

Nagu meetodite võrdlusest selgub, pole ühte ja ainsat meetodit, mis sobiks igas olukorras ja igale tööle. Meetod tuleks valida vastavalt töö skaalale ja eesmärkidele ning lähtuda ka sellest, millised algandmed on meid huvitava regiooni kohta kättesaadavad. Üldiselt näivad töö autorile kõige universaalsemad meetodid olevat liikide koosesinemine ja keskkonna järgi modelleerimine, kuna need on teoreetiliselt kasutatavad kõigis skaalades ja liikide arv pole piiratud. Samas, kui on oluline kindlalt teada, kas mingi liik kuulub tumedasse elurikkusesse, siis on parimaks meetodiks eksperimentaalne. Teiseks võimaluseks on korrata katset erinevate meetoditega ning jälgida, kas need kõik ennustavad uuritavat liiki tumedasse elurikkusesse.

Kokkuvõte

Tume elurikkus ehk ökoloogiliselt sobivad liigid, mis on mingil ajahetkel kooslusest puudu on liigifondi teooria oluline osa ja omab mitmeid rakendusi nii ökoloogias üldiselt, kui ka looduskaitstes. Selleks, et tumedat elurikkust võimalikult täpselt määrata, on vaja usaldusväärset metoodikat leidmaks uuritava regiooni või koosluse liigifondi.

Käesoleva töö eesmärgiks oli võrrelda hetkel teadaolevate tumeda elurikkuse leidmiseks kasutatavate meetodite tugevusi ja nõrkusi, et välja selgitada, millal mingi meetod sobivam kasutada oleks. Liigifondi ja seeläbi tumeda elurikkuse hindamiseks on tarvis arvesse võtta liikide levimisvõimet ja ökoloogilisi eelistusi. Töös käsitlevateks meetoditeks on eksperimentaalne katse, eksperdi arvamus, keskkonna järgi modelleerimine ja liikide koosinemistest lähtuv. Kõik töös uuritavad meetodid võtavad arvesse ainult liikide ökoloogilisi eelistusi ja nende levimisvõimet tuleb kõikide meetodite puhul eraldi hinnata. Siiani on avaldatud teadustöodes otseselt tumeda elurikkuse leidmiseks kasutatud ainult liikide koosinemise meetodit.

Meetodite võrdlusest selgus, et universaalset meetodit pole ja valik tuleb teha lähtudes planeeritava töö skaalast ja eesmärkidest. Oluline on meetodi valiku puhul ka silmas pidada, millised algandmed on uuritava regiooni või koosluse kohta kättesaadavad. Üldiselt on eksperimentaalne ja eksperdi arvamus meetodid kasutatavad pigem väiksemas skaalas ja keskkonna järgi modelleerimine ja liikide koosinemine meetodid pigem suuremas skaalas. Samas on võimalik keskkonna järgi modelleerimist ja liikide koosinemist kasutada ka väiksemas skaalas, kuid nende ennustustäpsus ei pruugi siis olla piisavalt hea. Kõige täpsemaks meetodiks on eksperimentaalne, kuna võimaldab katse käigus hinnata liigi sobivust uuritavasse keskkonda, samas on sel meetodil mitmeid puudusi, nagu näiteks suur ajakulu, töömaht ja piiratud liikide hulk. Kõigi teiste meetodite puhul tuleb silmas pidada, et liikide määramine tumedasse elurikkusesse toimub kindlaksmääratud lävendi põhjal ja seetõttu võib tumeda elurikkuse koosseis ja suurus varieeruda vastavalt valitud lävendi väärtusest. Üheks variandiks, et saavutada suurem usaldusväärsus tulemuste suhtes, oleks proovida erinevate meetodite kombineerimist. Keskkonna järgi modelleerimine ja liikide koosinemise meetodid võiksid teoreetiliselt hästi koos toimida ja tasandada üksteise puudusi.

Methods to determine the dark diversity: strengths and weaknesses.

Geron Perens

Summary

Important addition to species pool theory is dark diversity - species which are ecologically suitable, but are absent from local communities at any particular point in time. Determining dark diversity is important for several applications in ecology and in nature conservation. In order to determine dark diversity as accurately as possible we need a reliable method for determining species pool for different regions or communities.

The aim of this study was to compare different methods to determine dark diversity and analyze their strengths and weaknesses to find out which methods are more applicable in which situation. To determine species pool and dark diversity we need to know species dispersal capabilities and ecological preferences. Studied methods are experimental, expert opinion, species distributional modelling and species co-occurrence. It is important to consider that all methods only deal with species ecological preferences and not their dispersal capabilities. Therefore species dispersal capabilities should be determined separately. So far only species co-occurrence method has been used successfully in order to determine the size of dark diversity.

Comparison of the different methods indicated that there is no universal method and method should be selected considering the scale and objective of the study. It is also important to consider which kind of data is available for the study region when choosing a method. Generally experimental and expert opinion methods are more suitable for smaller scale and species distributional modelling and species co-occurrence methods for larger scale studies. Species distributional modelling and species co-occurrence methods are also applicable at smaller scale, but their predictive power could be poorer. The most accurate method to determine the dark diversity is experimental because it relies on experiment to make sure that species could really tolerate the local environmental conditions, but it also has several downsides like time consumption, work load and limited number of species. All other methods are threshold dependent for inclusion species into dark diversity, so the composition and size of dark diversity can vary depending on the threshold value. One possible option would be to combine different methods to make results more reliable. Theoretically species

distributional modelling and species co-occurrence could work well together and smooth each others shortcomings.

Tänuavaldused

Sooviksin tänada oma juhendajat Argo Ronka, kelle kannatlikus ja abivalmidus olid väga suureks abiks töö valmimisele. Samuti soovin tänada prof. Meelis Pärtelit, kes mind selle põneva teema juurde juhatas ja omapoolsete parandustega toetas.

Kasutatud kirjanduse loetelu

- 1) Akatov V, Akatova T (2010). Saturation and invasion resistance of non-interactive plant communities. *Russian J Ecol* 41, 229–236.
- 2) Araújo, M. B. (2003). The coincidence of people and biodiversity in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 12(1), 5-12.
- 3) Araújo, M. B., & New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in ecology & evolution*, 22(1), 42-47.
- 4) Barthlott, W., Hostert, A., Kier, G., Küper, W., Kreft, H., Mutke, J., ... & Sommer, J. H. (2007). Geographic patterns of vascular plant diversity at continental to global scales. *Erdkunde*, 61(4), 305-315.
- 5) Beals, E. W. (1984). Bray-Curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data. *Advances in Ecological Research*, 14, 1-55.
- 6) Burke, M. J., & Grime, J. P. (1996). An experimental study of plant community invasibility. *Ecology*, 77(3), 776-790.
- 7) Butchart, S. H., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J. P., Almond, R. E., ... & Watson, R. (2010). Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, 328(5982), 1164-1168.
- 8) De Cáceres, M., Legendre, P. (2008). Beals smoothing revisited. *Oecologia*, 156(3), 657–669.
- 9) Dupré, C. (2000). How to determine a regional species pool: a study in two Swedish regions. *Oikos*, 89(1), 128-136.
- 10) Ehrlén, J., & Eriksson, O. (2000). Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology*, 81(6), 1667-1674.

- 11) Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., ... & Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *ECOGRAPHY*, 29(129Á/151).
- 12) Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40(1), 677.
- 13) Ellenberg, H., Weber, H. E., Du" ll, R. et al. (1991). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobot* 18, 1–248.
- 14) Eriksson, O., & Ehrlén, J. (1992). Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia*, 91(3), 360-364.
- 15) Eriksson, O. (1993). The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, 371-374.
- 16) Ewald, J. (2002). A probabilistic approach to estimating species pools from large compositional matrices. *Journal of Vegetation Science*, 13(2), 191-198.
- 17) Graves, G. R., & Gotelli, N. J. (1983). Neotropical land-bridge avifaunas: new approaches to null hypotheses in biogeography. *Oikos*, 322-333.
- 18) Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, 8(9), 993-1009.
- 19) Harrison, S., & Cornell, H. (2008). Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters*, 11(9), 969-979.
- 20) Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guégan, J. F., Kaufman, D. M., ... & Turner, J. R. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84(12), 3105-3117.

- 21) Hillebrand, H. (2004). On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, 163(2), 192-211.
- 22) Hodgson, J. G. (1987). Why do so few plant species exploit productive habitats? An investigation into cytology, plant strategies and abundance within a local flora. *Functional Ecology*, 243-250.
- 23) Jalas, J. and Suominen, J. 1972–1994. *Atlas Florae Europaeae*. Volume 1 (1972), 2 (1973), 3 (1976), 4 (1979), 5 (1980), 6 (1983), 7 (1986), 8 (1989), 9 (1991), 10 (1994). Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo.
- 24) Kukk, T. (2005) *Eesti taimede levikuatlas*. Tartu, Eesti Maaülikooli Kirjastus.
- 25) Lomolino, M. V., Riddle, B. R., Brown, J. H., & Robert J.. Whittaker. (2010). *Biogeography*, Fourth edition (p. 845). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- 26) Münzbergová, Z., & Herben, T. (2004). Identification of suitable unoccupied habitats in metapopulation studies using co-occurrence of species. *Oikos*, 105(2), 408-414.
- 27) Myers, J. A., & Harms, K. E. (2009). Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 12(11), 1250-1260.
- 28) Normand, S., Ricklefs, R. E., Skov, F., Bladt, J., Tackenberg, O., & Svenning, J. C. (2011). Postglacial migration supplements climate in determining plant species ranges in Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, rspb20102769.
- 29) Oberdorfer, E. (1990). *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*, sixth edition. Ulmer, Stuttgart.
- 30) Pearson, R. G., Thuiller, W., Araújo, M. B., Martinez-Meyer, E., Brotons, L., McClean, C., ... & Lees, D. C. (2006). Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, 33(10), 1704-1711.

- 31) Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K., & van der Maarel, E. (1996). The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos*, 111-117.
- 32) Pärtel, M., Szava-Kovats, R., & Zobel, M. (2011). Dark diversity: shedding light on absent species. *Trends in ecology & evolution*, 26(3), 124-128.
- 33) Pärtel, M. (2012). Tume elurikkus. Rmt: Rohtmets, I. & Tiivel, T. (toim.) *Lehed ja tähed* 6. Mitmekesisus - maailma loov alge, lk. 110-115. Tallinn, MTÜ Loodusajakiri
- 34) Pärtel, M., Szava-Kovats, R., & Zobel, M. (2013). Community completeness: linking local and dark diversity within the species pool concept. *Folia Geobotanica*, 48(3), 307-317.
- 35) Pärtel, M. (2014). Community ecology of absent species: hidden and dark diversity. *Journal of Vegetation Science*, 25, 1154–1159.
- 36) Rabotnov, T. A. (1987). *Experimental phytocoenology*. Moscow, MGU. (Vene keeles)
- 37) Ramenskii, L. (1971). *Selected works. Problems and methods of studying vegetation cover*. Leningrad, Nauka. (Vene keeles)
- 38) Riibak, K., Reitalu, T., Tamme, R., Helm, A., Gerhold, P., Znamenskiy, S., Bengtsson, K., Rosén, E., Prentice, H. C., Pärtel, M. (2015) Dark diversity in dry calcareous grasslands is determined by dispersal ability and stress-tolerance. *Ecography*, N/A.
- 39) Rohde, K. (1992). Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65(5), 514-527.
- 40) Ronk, A., Szava-Kovats, R., & Pärtel, M. (2015). Applying the dark diversity concept to plants at the European scale. *Ecography*, N/A.
- 41) Zobel, M. (1992). Plant species coexistence: the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos*, 314-320.

- 42) Zobel, M. (1997). The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence?. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(7), 266-269.
- 43) Zobel, M., Maarel, E., & Dupré, C. (1998). Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. *Applied Vegetation Science*, 1(1), 55-66.
- 44) Zobel, M., Otsus, M., Liira, J., Moora, M., & Möls, T. (2000). Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability?. *Ecology*, 81(12), 3274-3282.
- 45) Tamme, R., Götzenberger, L., Zobel, M., Bullock, J.M., Hooftman, D.A.P., Kaasik, A., Pärtel, M. (2014). Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits. *Ecology*, 95, 505-513.
- 46) Taylor, D. R., Aarssen, L. W., & Loehle, C. (1990). On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos*, 239-250.
- 47) Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., & Araújo, M. B. (2009). BIOMOD—a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32(3), 369-373.
- 48) Tilman, D. (1997). Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78(1), 81-92.
- 49) Turnbull, L. A., Crawley, M. J., & Rees, M. (2000). Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*, 88(2), 225-238.
- 50) Weiher, E., & Keddy, P. A. (1995). The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos*, 323-335.
- 51) Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, 85(2), 183-206.

Internetileheküljed

ISI Web of Knowledge. [www.webofknowledge.com]. 3. märts 2015

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Geron Perens,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Tumeda elurikkuse leidmise meetodid: tugevused ja nõrkused“ mille juhendaja on Argo Ronk.
 - 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 21.05.2015